

HYPOTHÈSES SUR LA PHYLOGÉNIE DES CYCLES ET SPECTRE D'HÔTES DES COCCIDIOMORPHES

PAR

Irène LANDAU

Les Coccidies les plus connues sont celles qui parasitent les animaux domestiques tels que le lapin ou le bétail, et les biologistes sont formés dans l'idée que les cycles des Coccidies sont fondamentalement des cycles monoxènes de parasites intestinaux. Nous pensons au contraire : *a*) que le cycle fondamental d'une Coccidie n'est pas monoxène, mais hétéroxène ; *b*) que la localisation primitive d'un Coccidiomorphe n'est pas une cellule de l'épithélium digestif, mais le tissu réticuloendothélial de la cavité générale. L'analyse du spectre d'hôtes nous paraît apporter un argument décisif en faveur de ces 2 hypothèses, si l'on admet que les Coccidies se sont adaptées aux Vertébrés dès le Trias ou le Jurassique dans un milieu aquatique.

I. — Hétéroxénie fondamentale des Coccidiomorphes.

En milieu aquatique, les cycles parasitaires ne sont monoxènes que dans des cas tout à fait exceptionnels, car la dilution rend la probabilité de transmission trop faible. Pratiquement tous les cycles d'endoparasites marins et la presque totalité des cycles dans l'eau douce sont hétéroxènes. Nous avons donc supposé qu'il en était de même pour les Coccidies de Poissons marins, et nous avons pu montrer (Landau et coll., 1976) qu'un oocyste d'*Eimeria* de Murène ingéré par un Mysidacé libérait ses sporozoïtes dans le tube digestif de ce nouvel hôte ; ceux-ci pénètrent dans la paroi intestinale du Crustacé et y restent en attente. Solangi et Overstreet, en 1980, ont montré que des poissons du genre *Fundulus* pouvaient s'infecter en ingérant des Crevettes préalablement nourries avec des oocystes d'*Eimeria funduli*. La concentration des oocystes dans le milieu aquatique se ferait par l'intermédiaire d'une pyramide alimentaire ayant à sa base des Invertébrés benthiques et à son sommet des Poissons carnivores.

En dehors des quelques cycles d'animaux domestiques élucidés, la transmission des Coccidies reste presque totalement inconnue. Cependant, si l'on consulte la liste d'hôtes (cf. Pellérdy, 1974), on constate que la plupart des animaux porteurs de Coccidies ont un régime alimentaire incompatible avec la possibilité de s'infecter régulièrement par ingestion directe d'oocystes. Une pyramide alimentaire paraît a priori indispensable dans la plupart des cas ; pour tous les animaux aquatiques, pour les Reptiles, et en particulier les Serpents, les Oiseaux Insectivores et les prédateurs en général, qui forment la partie dominante de la liste d'hôtes.

Le cycle monoxène nous paraît donc, en fin de compte, un phénomène surajouté secondairement et qui se rencontre chez les Herbivores stricts : Lagomorphes, Bovidés, Microtidés, etc..., ou chez des animaux vivant dans une grande promiscuité : Poules domestiques par exemple.

II. — Localisation dans l'organisme.

Tous les auteurs admettent que les Coccidies de Vertébrés dérivent des Grégarines d'Invertébrés, et, ici encore, les Grégarines ectoparasites de l'épithélium intestinal sont mieux connues que

les Grégarines cœlomiques. Il était donc naturel de trouver dans les traités la notion que l'endoparasitisme de l'épithélium intestinal dérive de l'ectoparasitisme des Grégarines. Cette notion pouvait paraître d'autant plus admissible que certaines Coccidies vivent en ectoparasites de l'épithélium rectal de Vertébrés.

En réalité, chez les Invertébrés, comme chez les Vertébrés, les cellules macropbagiques de la cavité générale et des organes qu'elle contient sont moins spécialisées que celles de l'épithélium digestif. Nos résultats expérimentaux sur les cycles d'Adeleidea (en particulier, *Hepatozoon domerguei*) nous ont conduits depuis longtemps (Landau 1973) à soutenir l'hypothèse du caractère primitif des Grégarines et des Coccidies cœlomiques et des organes clos, et du caractère secondaire et spécialisé de la localisation intestinale.

III. — Spectre d'hôtes et évolution des cycles.

A la suite des analyses faites précédemment, nous avons été amenée à admettre qu'hétéroxénie et localisation dans la cavité générale et les organes clos sont des éléments fondamentaux et primitifs des Coccidies.

Dans l'immense majorité des cas, les cycles évolutifs n'ayant pas été reproduits, nous ne pouvons savoir si les espèces sont monoxènes ou hétéroxènes. Cependant, si nous examinons les localisations en fonction de l'ancienneté zoologique de l'hôte, nous constatons les faits suivants :

a) Les Poissons et les Crocodiles ont, pratiquement tous, des Adeleidea et des Eimeridea cœlomiques ou des organes clos. Ils n'ont jamais de Coccidies de l'épithélium intestinal.

b) Les Coccidiomorphes des Chéloniens aquatiques et, en particulier les *Eimeria*, sont si mal connus qu'il est difficile de savoir quelle est leur localisation. Il semble bien qu'elle soit généralement extra-intestinale.

c) Toute une série d'animaux ont des infections tantôt cœlomiques, tantôt dans l'épithélium intestinal ; ce sont : les Amphibiens, les Reptiles modernes, et surtout les Serpents, les Oiseaux.

d) Enfin, les Mammifères conservent quelques cas de localisation réticulo-endothéliale, mais, dans la majorité des cas, les Coccidies sont parasites de l'épithélium d'un organe creux permettant l'élimination directe des oocystes à l'extérieur.

Nous sommes donc conduite à admettre l'arbre phylétique représenté Fig. 1. Ce schéma évolutif implique que les Coccidiomorphes de Vertébrés sont apparus dès le Trias ou le Jurassique, et que nous conservons de nombreuses images de ces formes ancestrales chez les Vertébrés qui ont relativement peu évolué depuis cette époque, c'est-à-dire les Crocodiles et certains Poissons.

BIBLIOGRAPHIE

- LANDAU, I., 1973. — Diversité des mécanismes assurant la pérennité de l'infection chez les Sporozoaires Coccidiomorphes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, série A, Zoologie, 77 : 62 p.
- LANDAU, I., MARTEAU, M., GOLVAN, Y., CHABAUD, A. G. et BOULARD, Y., 1975. — Hétéroxénie chez les Coccidies intestinales de Poissons. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 281, série D : 1721.
- PELLÉRDY, L. P., 1974. — Coccidia and Coccidiosis. *Verlag Paul Parey* — Berlin und Hamburg — et Akademiai Kiado — Budapest : 959 p.
- SOLANGI, M. A. et OVERSTREET, R. M., 1980. — Biology and Pathogenesis of the Coccidium *Eimeria funduli* infecting killifishes. *J. Parasit.*, 66 : 513-526.

DISCUSSION

BAKER J. — From where do you derive the Haemosporidia? Have they developed from the specialized secondarily monoxenous intestinal coccidia (*Eimeria*), or from presumably more primitive forms such as *Toxoplasma* (or *Isospora*), having development (endodyogeny = ? schizogony) in the cells of closed organs as well as in the cells of the intestinal wall? To derive Haemosporidia from this *Toxoplasma* — *Isospora* scheme, it would be necessary only (in outline) to suppress the intestinal schizogony and to transfer the intestinal gametogony plus sporogony to the newly acquired second host (insect). This would accord well with M^{me} Landau's basic precepts that the coccidia are fundamentally heteroxenous parasites of the closed organs. I think M^{me} Landau's argument is very convincing. I also accept her proposal that a "pyramide alimentaire" is often necessary to explain transmission. I think this probably applies also to the Myxosporidia, and that failure to appreciate this may explain the general failure to achieve experimental transmissions with this group. But this is outside the scope of M^{me} Landau's interesting communication!

GARNHAM. — How did the parasites of the haemocoelomic cavity of Invertebrates reach the intestine (either subintestinal tissue or epithelium) of the Vertebrates and thus give rise 1) to the Eimeriidae, including *Schellackia*, etc... whose gametocytes eventually escaped into the blood or 2) to the Haemosporididae e.g. *Hepatocystis* whose sporozoites eventually invaded the liver and whose gametocytes finally entered the blood?

LANDAU. — Between the parasites of the coelom and intestinal epithelium there are many species for which the infective forms accumulate in the submucosa and are released into the lumen of the intestine through the formation of an abscess.

EUZET. — Il semble *a priori* plus logique qu'un parasite infestant son hôte par voie buccale, puis excrété par voie digestive, effectue tout son cycle dans l'épithélium intestinal.

LANDAU. — C'est le caractère général du phénomène de prédation chez les Coccidiomorphes, autant que la liste d'hôtes, qui paraît être en faveur de l'hypothèse d'un parasitisme qui, à l'origine, se développe avant tout dans les organes de la cavité générale.

CHABAUD. — L'idée du parasitisme de la lumière intestinale comme stade intermédiaire entre la vie libre et le parasitisme tissulaire est une idée simple qui ne semble pas correspondre aux faits. Chez les Strongles, par exemple, il est bien établi que le parasitisme par pénétration cutanée est plus primitif que le parasitisme par infestation orale.

EUZET. — frère Landau dit que lorsqu'il y avait parasitisme, par une même espèce, à la fois de l'épithélium et du sous-épithélium intestinal, la sporogonie était sous-épithéliale, et la schizogonie, qui serait un phénomène surajouté, épithéliale. Pourquoi considérer que la schizogonie soit un phénomène surajouté et non primitif chez les Coccidiomorphes?

LANDAU. — Pour avoir une phylogénie cohérente des Sporozoaires, il est nécessaire d'admettre que la reproduction sexuée est le phénomène primitif et que la reproduction asexuée est un phénomène surajouté. Ainsi, il est naturel de faire dériver *Plasmodium* d'*Hepatocystis*, mais la thèse inverse est absurde et personne ne l'a jamais soutenue.

EUZET. — Vous avez parlé d'hôte intermédiaire dans le cycle des Coccidies de Poissons. Je pense qu'il s'agit plutôt d'un hôte paraténique. Ces hôtes, non obligatoires, sont écologiquement nécessaires.

CHABAUD. — D'accord en principe. Mais pour être certain d'un phénomène de paraténie, il faudrait que le cycle direct sans passage par Invertébré soit physiologiquement réalisable. Ce n'est pas du tout démontré.